

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie (B1501)

Studijní obor: BBI (1501R001)



Eliška Vinická

Rodičovská péče a socialita v čeledi Halictidae (Anthophila)
Parental care and sociality in family Halictidae (Anthophila)

Typ závěrečné práce:

Bakalářská práce

Vedoucí práce/Školitel: Mgr. Jakub Straka, Ph.D.

Praha, 2020

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala Mgr. Jakubovi Strakovi, Ph.D., vedoucímu mé bakalářské práce, za cenné rady, vstřícnost, trpělivost a ochotu, které mi věnoval. Svůj vděk chci vyjádřit i své rodině a mému příteli, kteří mě po celou dobu mého studia podporovali.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval/a samostatně a že jsem uvedl/a všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 12.8.2020

Eliška Vinická

Abstrakt

Halictidae je významná čeleď včel zajímavá zejména rozmanitostí sociálních uspořádání jednotlivých druhů. Socialita se zde pohybuje na škále od solitárních jedinců, kteří žijí a pečují o své potomky sami přes druhy, které staví společná hnízda, až po eusociální kolonie, ve kterých se vyvinula reprodukční dělba práce. Zkoumání takové různorodosti mezi blízce příbuznými druhy může přispět k poznání evoluce sociality. Pozorovat tak můžeme vývoj sociální organizace až k jejím vyšším úrovním, jako je eusocialita, nebo naopak postupné evoluční regrese k samotářským jedincům. Pro takový výzkum je ale potřeba znát nejen fylogenetický vývoj, ale zejména podrobný popis sociálního chování u jednotlivých druhů. Nicméně takových studií je málo. V této práci jsou shrnuty některé z nich.

Klíčová slova: Halictidae, Hymenoptera, socialita, rodičovská péče

Abstract

Halictidae is an important family of bees interesting mainly for the diversification of social organisation of individual species. Their sociality ranges from solitary individuals who live and care for their offspring themselves, through species that build common nests, to eusocial colonies in which the reproductive division of labour has developed. Exploring such diversity among closely related species may contribute to understanding the evolution of sociality. Thus, we can observe the development of social organization up to its higher levels, such as eusociality, or conversely, gradual evolutionary regression to solitary individuals. For such research, however, it is necessary to know not only the phylogenetic development but especially a detailed description of social behaviour in individual species. However, there are few such studies. Some of them are summarized in this work.

Keywords: Halictidae, Hymenoptera, sociality, parental care

Obsah

1. ÚVOD	1
2. KLASIFIKACE SOCIÁLNÍCH ORGANIZACÍ A PÉČE O POTOMSTVO	2
3. FYLOGENEZE ČELEDI HALICTIDAE	5
4. SOLITÁRNÍ CHOVÁNÍ	8
4.1. POČET SNŮŠEK	8
4.2. HNÍZDA	9
4.3. PÉČE O POTOMKY	9
4.4. HIBERNACE	9
4.5. SOCIÁLNÍ POLYMORFISMUS	10
4.6. VZTAHY MEZI SAMICEMI	10
5. KOMUNÁLNÍ CHOVÁNÍ	11
5.1. AGREGACE	11
5.2. STAVBA HNÍZDA	11
5.3. KASTY	11
5.4. SOCIÁLNÍ POLYMORFISMUS	12
5.5. VZTAHY MEZI SAMICEMI	13
6. EUSOCIÁLNÍ CHOVÁNÍ	13
6.1. AGREGACE	13
6.2. ZAKLÁDÁNÍ HNÍZDA	13
6.3. KASTY	14
6.4. SOCIÁLNÍ POLYMORFISMUS	15
6.5. VZTAHY MEZI SAMICEMI	16
7. SEMISOCIÁLNÍ CHOVÁNÍ	16
8. EVOLUCE EUSOCIALITY U ČELEDI HALICTIDAE	17
8.1. SDÍLENÍ HNÍZDA	17
8.2. RODIČOVSKÁ MANIPULACE	18
8.3. HAPLODIPLOIDITA	19
8.4. PŘEKRYV GENERACÍ	19
8.5. POČET GENERACÍ	19
8.6. SDÍLENÍ POTRAVY	20
8.7. PRVKY CHOVÁNÍ	20
9. ZÁVĚR	20
POUŽITÉ ZDROJE	21

1. Úvod

Čeď Halictidae zahrnuje malé až středně velké včely, které jsou rozšířené po celém světě, zvláště pak v temperátních oblastech a v tropech. Druhy této čeledi patří mezi nepočetnější zástupce včel v přírodě. Často jsou označovány jako „potní včely“, protože mají tendenci sedat na zpocenou kůži (Michener, 1974). Typickým morfologickým znakem této čeledi je zmenšené mentum a submentum labia (Michener, 1974). Typicky staví svá hnízda jako podzemní tunely a chodbičky v půdě (Michener, 1966; Eickwort, 1981). Podstatně méně zástupců hnízdí v tlejícím dřevě (Stockhammer, 1966, 1967; Engel, 2000). Například druh *Augochlora esox* byl nalezen hnízdící v rozetách bromelií (Zillikens, Steiner, & Mihalkó, 2001). Takové hnízdění je však vzácné a u jiných druhů nebylo zatím pozorované.

Čeď Halictidae je typická svou výraznou variabilitou, co se úrovní společenského života týče. Patří sem druhy solitární, komunální, primitivně eusociální, kleptoparazitické a sociálně parazitické (Michener, 1974). U řady druhů byly pozorované i sociální polymorfismy. To spolu s gradací složitosti jednotlivých sociálních uspořádání svádí k tomu si myslet, že se socialita postupně vyvíjela od solitárního chování, přes komunální kolonie až k eusocialitě. Tak to ale není a spíše to vypadá, že se eusocialita vyvinula jen párkrát a poté došlo k několika jejím reverzím zpět k solitaritě (Danforth, 2002). Eusocialita se může vyvinout ze semisociálního, nebo subsociálního chování, ale klidně i přímo ze solitárních předků. Jednotlivé sociální organizace tedy mohou v evoluci přecházet jedna v druhou. Jen reverze z pokročile eusociálních druhů pravděpodobně není možná. Kasty jsou zde totiž už příliš diferencované.

Velká variabilita sociálních uspořádání u čeledi Halictidae je ideální pro výzkum vývoje sociality organismů. Cílem této bakalářské práce je podat přehled informací o rodičovské péči u čeledi Halictidae, tedy o sociálním a samotářském chování u jednotlivých druhů, na základě vybraných studií.

2. Klasifikace sociálních organizací a péče o potomstvo

Jak bylo již výše zmíněno, čeled' Halictidae se vyznačuje svou různorodostí v sociálním chování. Wilson (1971) stanovil termíny: subsociální, komunální, semisociální, quasisociální, parasociální a eusociální chování. U včel je neužívanější rozdělení forem sociality zavedené později Michenerem (1974) (viz Tabulka 1). A i v téhle práci budu vycházet z jeho klasifikace. Když posuzujeme úroveň sociální organizace u jednotlivých druhů, bereme obvykle v potaz hlavně chování samic. Samci totiž většinou hnízda opouští hned po dosažení dospělosti a obvykle žijí jen krátce. Typ sociality se klasifikuje na základě několika faktorů, kterými mohou být například výskyt reprodukční dělby práce, generačního překryvu či sdílení hnízda (Costa & Fitzgerald, 2005). Pokud hnízdo staví a obývá jen jedna samice, jedná se o chování solitární. Komunity, kde se nachází více samic jedné generace jsou parasociální. A pokud je v hnízdě více samic, které jsou z různých generací, jedná se o subsociální či eusociální organizace (Wilson, 1971).

Solitarita: Hnízdo obývá jen jedna samice, která si hnízdo sama postavila, sama také vytváří komůrky pro snášení vajíček a tyto komůrky zásobuje potravou (Linsley, MacSwain, & Smith, 1952). Samice většinou zemře, nebo hnízdo opustí ještě předtím, než nová generace dospěje (Michener 1969). Nedochází zde tedy ke kontaktu mezi matkou a potomky, ani k překrývání generací (Michener, 1974).

Parasocialita: Jedná se většinou o malé kolonie dospělých samic, které jsou všechny ze stejné generace (Michener, 1969). Parasociální chování dále rozlišujeme na komunální, quasisociální a semisociální (Michener, 1974).

-Komunalita: Tento typ sociality je nejjednodušší formou sociální organizace u hmyzu (Paxton et al., 1996). Samice obývající stejné hnízdo spolu nespolupracují ani příliš neinteragují, spíše se jen tolerují (Michener, 1969). Každá samice zásobuje a staví své vlastní komůrky (Michener, 1974). Celková architektura hnízda tedy není výsledek práce jedné včely, ale výsledek společného úsilí několika jedinců. Všechny samice mají vyvinuté vaječníky a jsou oplozené, tudíž se zde nevytváří kastovní rozdělení (Michener, 1974).

-Quasisocialita: Opět se jedná o kolonie s jedinci stejné generace a vzhledem k tomu, že všechny samice jsou schopné reprodukce, mají zvětšené vaječníky a jsou schopné reprodukce, ani zde není vyvinuté kastovní rozdělení na královny a sterilní dělnice

(Michener, 1969). Od komunálních kolonií se liší tím, že zde na stavbě a zásobování komůrek spolupracuje několik včel zároveň (Michener, 1974). Toto sociální uspořádání je vzácné a jedná se spíše o přechodný stav v ontogenetickém vývoji kolonie (Michener, 1974).

-Semisocialita: Všechny samice, které obývají sdílené hnízdo jsou z jedné generace (Michener, 1969). Samice společně kooperují při stavbě a zásobování komůrek a je zde vyvinuta dělba práce mezi dospělými samicemi jako u eusociálních druhů (Linsley, MacSwain, a Smith 1952). Mezi samicemi můžeme pozorovat i kastovní rozdělení na reprodukční a sterilní samice (Michener, 1974). Stejně jako quasisociální, i semisociální chování je vzácné a navíc tyto sociální formy často přechází jedna v druhou (Michener, 1974).

Eusocialita: Jedná se o nejorganizovanější sociální strukturu. V hnízdě se současně vyskytují dospělé samice více generací, z nichž některé mají roli královen, zatímco ostatní jim slouží jako dělnice (Michener, 1974). Tyto reprodukční kasty jsou od sebe více či méně rozlišitelné. Míra pomoci, kterou dělnice matce poskytují se mezi druhy mnohdy liší (Michener, 1974). Michener (1969) a Wilson (1971) dělí eusocialitu na primitivní a pokročilou.

-Primitivní eusocialita: V koloniích s tímto sociálním uspořádáním bývá obvykle do dvaceti včel, počty se ale mohou pohybovat od dvou do několika set jedinců (Michener, 1974). Kasty se liší ve velikosti těla a hlavy a v některých případech se mohou lišit tak výrazně, že jsou od sebe rozpoznatelné i jen podle velikostních rozdílů (Michener, 1974). Rozmnožující se kasta je morfologicky a behaviorálně připravená i na život bez pomoci dělnic (Michener, 1974). Kasty se liší ve vývoji vaječníků a v chování a za královnu považujeme samici, která se rozmnožuje primárně a klade největší počet vajíček (Michener 1969). Primitivně eusociální kolonie skladují potravu jen v komůrkách pro potřeby larev (Michener, 1974).

-Pokročilá eusocialita: Tyto kolonie obsahují největší počet jedinců (Michener 1969). Kasty jsou od sebe striktně oddělené, nejen behaviorálně, fyziologicky a velikostně ale i vnějšími strukturami (Michener, 1974). Kromě toho, že matky postrádají struktury pro sběr pylu a manipulaci s ním, chybí jim i chování potřebné pro opylování (Michener 1969). Proto nejsou schopné přežít samy mimo hnízdo delší dobu (Michener 1969). Kolonie jsou dlouholeté (Michener, 1974). Samice si mezi sebou sdělují polohu zdroje potravy (Michener, 1974).

Michener (1974) dále popisuje subsociální chování, které ale neřadíme mezi typy sociality. Jedná se spíše o typ péče o potomstvo.

Subsocialita: V hnízdě se nachází jedna dospělá samice a několik nedospělých potomků (Michener 1969). Dochází zde tedy k překrývání generací. Podle míry péče o potomstvo se rozlišují případy, kdy matka jen hlídá, pravidelně kontroluje potomky v komůrce, nebo je pravidelně krmí (Michener, 1974). Přímé krmení je považováno za počáteční fázi eusociality (Michener, 1974). Matka hnízdo opustí nebo zemře ještě předtím, než její potomci dospějí (Michener, 1974). Vzhledem k tomu, že v době přítomnosti matky jsou její potomci nedospělí (Michener 1969), nedochází zde k dělbě práce. Tato sociální struktura může být i jen přechodná a kolonie se mohou později vyvinout v eusociální, semisociální nebo quasisociální (Michener, 1974).

Typ sociality	Kasty a dělba práce	Překrývání generací	Kooperativní stavba komůrek	Matky přežijí i samy	Progresivní krmení
Solitární	-	-	-	+	-
Subsociální	-	-	-	+	+
Komunální	-	-	-	+	-
Quasisociální	-	-/+	+	+	-/+
Semisociální	+	-	+	+	-/+
Primitivně eusociální	+	+	+	+	-/+
Pokročile eusociální	+	+	+	-	-/+

Tabulka 1: Tabulka shrnující klasifikaci typů sociality podle Michenera (1974).

Parazitismus: Jedná se o druhy, které nestaví svá vlastní hnízda, ale používají již vystavěná hnízda jiných včel, do nichž nakladou svá vajíčka a larvy pak využívají zásobu potravy připravenou hostitelskými včelami (Michener, 1978). Samice některých druhů dokonce samy žijí v hnízdě hostitele (Michener, 1978). Hostitelská vajíčka a larvy mohou být po vniknutí parazita zabity, buď parazitickou matkou nebo její larvou (Michener, 1978). Vzácněji může být zabita dospělá hostitelská samice (Michener, 1978). Parazitismus může být buď vnitrodruhový nebo mezidruhový (Michener, 1978).

3. Fylogeneze čeledi Halictidae

Čeď Halictidae je jednou ze sedmi čeledí včel (Megachilidae, Apidae, Colletidae, Stenotritidae, Andrenidae, Halictidae a Melittidae) (Michener, 2000). Kombinací morfologických prvků a molekulárních dat bylo zjištěno, že se jedná o monofyletickou čeď, jejíž nejbližší sesterskou skupinou je monofyletická větev zahrnující čeledi Colletidae a Stenotritidae (Danforth, Fang, & Sipes, 2006; Brady, Litman, & Danforth, 2011). Pod čeď Halictidae dále náleží čtyři již tradičně uznávané podčeďi: Rophitinae, Nomiinae, Nomioiinae a Halictinae. Všechny čtyři podčeďi jsou taktéž monofyletické, což je již potvrzeno jak na základě morfologických vlastností (Pesenko, 1999), tak molekulárně (Danforth *et al.*, 2004). Od prvního společného předka čeledi Halictidae se nejprve oddělila větev podčeďi Rophitinae, dále Nomiinae a nejvíce příbuzní jsou si Nomioiinae a Halictinae (Pesenko, 1999) (viz Obrázek 1).

Podčeď **Rophitinae** se dělí na čtyři monofyletické triby: Penapini, Conanthalictini, Xeralictini a Rophitini (Patiny, Michez, & Danforth, 2008). Všechny druhy, které sem patří jsou pravděpodobně solitární (Eickwort, Kukuk, & Wesley, 1986; Rozen Jr, 1993; Pesenko & Astafurova, 2006; Danforth *et al.*, 2008; Patiny *et al.*, 2008; Richards & Packer, 2010). Velmi vzácně byla ale zaznamenána i komunální sdružení (Gibbs, Dumes, & Griswold, 2014)

Do podčeďi **Nomiinae** patří rody *Pseudapis*, *Stictonomia*, *Nomiapis*, *Ruginomia*, *Steganomus*, *Pachynomia*, *Lipotriches*, *Macronomia* a *Austronomia* (Pauly, 1990). Včely spadající do této podčeďi mohou být solitární (Wcislo & Engel, 1997), ale i komunální (Wcislo, 1993). U dvou druhů byla popsána i semisocialita (Batra, 1966b; Michener, 1968). V obou případech, ale nebyly uvedeny dostatečné důkazy pro reprodukční dělbu práce a pravděpodobně se jedná také o komunální druhy.

Včely patřící do podčeďi **Nomioiinae** se dělí do tří rodů: *Cellariella*, *Ceylalicus*, *Nomioides* (Pesenko & Pauly, 2005). Zatímco někteří zástupci této podčeďi jsou solitární (Rust, Cambon, & Vaissière, 2004; Danforth *et al.*, 2004), jiné druhy tvoří i komunální skupiny (Batra, 1966b; Rust *et al.*, 2004).

Do podčeďi **Halictinae** patří největší počet druhů (přes 2400) (Danforth *et al.*, 2004), což je jedním z důvodů, proč jsou Halictinae studovány podrobněji než ostatní podčeďi. Dalším důvodem je to, že se zde vyskytují všechny typy sociality včetně eusociality. Michener (2000) tuto podčeď rozdělil na dvě systematické skupiny (Augochlorini a Halictini sensu lato).

V pozdější studii bylo ale vytvořeno pět skupin pro zdůraznění morfologických a behaviorálních rozdílů (Augochlorini, Thrinchostomini, Caenohalictini, Sphecodini a Halictini sensu stricto) (Danforth *et al.*, 2004; Engel, 2005).

Většina rodů v tribu **Augochlorini** zahrnuje druhy solitární nebo semisociální. Semisociální chování je mezi včelami relativně vzácné a právě u Augochlorini bylo pro svou četnost popsáno nejlépe (Michener & Lange, 1959; Michener & Kerfoot, 1967). Semisociální chování se vyskytuje u monofyletické větve s rody *Halictillus*, *Corynura* a *Callochloa*, které jinak mohou být i komunální (Danforth & Eickwort, 1997). V novějších pracích jsou ale některé druhy rodu *Corynura* vnímány na základě nepřímých indicií spíše jako eusociální (Packer, 2005). Komunalita byla pozorovaná i u rodu *Megalopta* (Danforth & Eickwort, 1997). Do rodu *Megalopta* patří i fakultativně eusociální druhy (Tierney, Gonzales-Ojeda, & Wcislo, 2008b; Smith *et al.*, 2010). Vzácně komunální je i jinak semisociální podrod Augochloropsis, kde byla komunalita popsána například u druhu *Augochloropsis diversipennis* (Michener & Lange, 1959). Ve stejné větvi se ale nachází i solitární rod *Augochloa* s.s., kde pravděpodobně došlo k reverzi z eusociality. Tato reverze ale nemusí být úplná u všech druhů, což potvrzuje pozorovaný sociální polymorfismus u druhu *Augochloa isthmii* (Wcislo, Gonzalez, & Engel, 2003). Možný výskyt eusociality byl navržen i u rodu *Xenochloa* (Tierney, Gonzales-Ojeda, & Wcislo, 2008a), pro takové tvrzení však ale zatím neexistují dostatečné důkazy. Další formou chování vyskytující se u tribu Augochlorini je kleptoparazitismus, který byl nejprve pozorován jen u rodu *Temnosoma*, kde jsou parazitické všechny druhy (Michener, 1978; Danforth & Eickwort, 1997). Nicméně v pozdějších pracích byl parazitický způsob života odhalen i u některých druhů rodu *Megommation* (Engel, 2013).

Druhy v tribu **Caenohalictini** jsou jen solitární nebo komunální, vyšší organizace údajně nedosahují (Abrams & Eickwort, 1981; Packer, 2006). U druhu *Habralictus bimaculatus* byla ale některá hnízda označena za quasisociální (Michener, Breed, & Bell, 1979).

Thrinchostomini jsou rozšířené hlavně v subtropických zemích starého světa a v tropech Afriky a Asie. Spadají sem dva rody *Thrinchostoma* a *Parathrinchostoma* (Danforth *et al.*, 2008). Rod *Parathrinchostoma* obsahuje dva endemické druhy z Madagaskaru, které jsou parazitické (Michener, 1978).

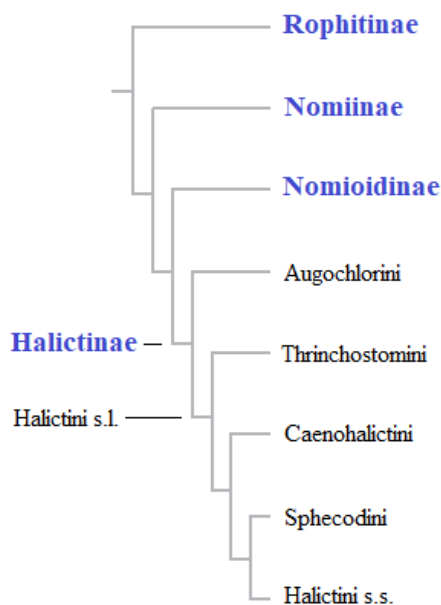
Do tribu **Sphecodini** náleží čtyři rody (*Ptilocleptis*, *Microsphecodes*, *Eupetersia* a *Sphecodes*) jejichž druhy jsou nejspíše všechny parazitické (Michener, 1978).

Tribus **Halictini s.s.** je z těchto skupin co do počtu druhů největší. Zahrnuje pět rodů: *Patellapis*, *Mexalictus*, *Halictus*, *Thrincohalictus* a *Lasioglossum* s.l. (Ascher & Pickering, 2012). Několik druhů je solitárních, nebo komunálních. O chování rodů *Mexalictus* a *Thrincohalictus* toho není příliš známo. *Mexalictus* je nejspíše solitární (Danforth *et al.*, 2008), zatím ale nebyla provedena dostatečná pozorování pro toto tvrzení. U jednoho z druhů rodu *Patellapis* byla popsána komunalita (Timmermann & Kuhlmann, 2008), ale obecně je socialita tohoto rodu také málo známá. U společného předka druhů patřících do rodu *Halictus* nejspíše došlo k jednomu ze dvou vzniků eusociality u Halictidae (Gibbs *et al.*, 2012b). Kromě primitivně eusociálních včel (Plateaux-Quénu, 1959; Michener, 1968; Michener *et al.*, 1979) je zde také mnoho druhů sociálně polymorfních, u kterých se vyskytuje kromě eusociality i solitarita, nebo komunalita (Michener, 1968; Richards, 1994, 2001; Soucy, 2002; Richards, von Wettberg, & Rutgers, 2003). Sociální polymorfismus je pravděpodobně důsledkem nedokončené reverze z eusociálního chování. K úplné reverzi došlo například u druhu *Halictus brunnescens* (Richards, 1994). Uvádí se, že podobných reverzí z eusociality na solitární nebo sociálně polymorfní chování může být u rodu *Halictus* až šest (Richards, 1994).

Lasioglossum* s.l.** je z těchto rodů nejpočetnější. Michener (1974) podrody *Lasioglossum* rozdělil podle morfologie žilek na křídlech na sérii *Hemihalictus* a sérii *Lasioglossum*. **Série *Hemihalictus zahrnuje podrody *Acanthalictus*, *Austevylaeus*, *Dialictus*, *Evylaeus*, *Hemihalictus*, *Paradialictus*, *Sellalictus*, *Sphecodogastra* a *Sudila* (Danforth, 1999). Kromě solitárních druhů sem patří i komunální a eusociální kolonie (Danforth, Conway, & Ji, 2003). V této sérii nejspíše došlo k dalšímu ze dvou vzniků eusociality (Gibbs *et al.*, 2012b). Poté došlo k mnoha reverzím na nižší úroveň sociální organizace. Podrody *Hemihalictus* (Daly, 1961) a *Sphecodogastra* (Michener & Kerfoot, 1967; Zayed & Packer, 2007) jsou primárně solitární. U *Sphecodogastra* může být ale pozorovaná i semisocialita (Chandler, 1961). Podrod *Sudila* zahrnuje také solitární druhy, ale i komunální kolonie (Sakagami, Ebmer, & Tadauchi, 1998). Podrody *Dialictus* a *Evylaeus* obsahují solitární (Field, 1996) i eusociální druhy (Plateaux-Quénu, 1959; Batra, 1966a; Packer, 1983; Michener, 1990; Kukuk & Crozier, 1990). Podrod *Evylaeus* neobsahuje žádné komunální druhy, může se zde ale objevit semisocialita (Knerer & Schwarz, 1976). U podrodu *Dialictus* se komunalita může objevit v rámci sociálního polymorfismu (Eickwort, 1986). Sociální polymorfismus s eusociálními a solitárními populacemi byl popsán i u druhů z podrodu *Evylaeus* (Sakagami & Munakata, 1972; Richards, 1994; Cronin & Hirata, 2003). V rámci rodu *Lasioglossum* s.l. se několikrát vyvinulo i

parazitické chování a to u podrodů *Dialictus*, *Paradialictus*, *Echthralictus*, *Homalictus* a *Chilalictus* (Michener, 1978, 1990; Gibbs, 2009; Gibbs, Albert, & Packer, 2012a).

Série *Lasioglossum* se skládá především ze solitárních nebo parasociálních druhů. Patří sem podrody *Australictus*, *Callalictus*, *Chilalictus*, *Ctenonomia*, *Echthralictus*, *Glossalictus*, *Homalictus*, *Lasioglossum* s.s., *Leuchalictus*, *Oxyhalictus*, *Parasphecodes*, *Pseudochilalictus*, *Rubrihalictus* a *Urohalictus* (Danforth, 1999). Solitární jsou například podrody *Lasioglossum* s.s. (Yanega, 1997), nebo *Ctenomia* (McConnell-Garner a Kukuk 1997). U podrodů *Australictus*, *Chilalictus*, *Homalictus* a *Parasphecodes* byla kromě solitárního chování popsána i komunalita (Knerer & Schwarz, 1976; Kukuk & Schwarz, 1987; Kukuk & Crozier, 1990; McConnell, 1994; Kukuk, 1996, 2002; McConnell-Garner & Kukuk, 1997; Packer, 2006). Přestože podrod *Lasioglossum* s.s. je jak už bylo zmíněno v naprosté většině solitární nebo parasociální, výjimečně byly zaznamenány i druhy s eusociálními hnízdy (Michener, 1968; Miyanaga, Maeta, & Mizuta, 1998).



Obrázek č. 1: Vztahy mezi vyššími taxony čeledi Halictidae, podle Gibbse et al. (2012b).

4. Solitární chování

4.1. Počet snůšek

Na začátku aktivní sezóny jsou hnízda samotářských druhů zakládána jednou samicí. Samice obývá hnízdo sama a bez pomoci zde produkuje své potomky. Tyto včely jsou často multivoltinní, což můžeme pozorovat například i u druhů *Agapostemon texanus* (Eickwort,

1981), nebo *Augochlora pura* (Stockhammer, 1966). Multivoltinita je vnik většího počtu generací během sezóny. Existují ale i solitární druhy, které jsou univoltinní, jako například *Sphecodosoma dicksoni* (Rozen Jr, 1993). U druhu *Agapostemon angelicus* byly pozorované opotřebované samice zakládající nová hnízda (Eickwort, 1981), což naznačuje, že se nejedná o první hnízdo, které samice vybudovala. Přestože tedy taková samice vyprodukuje za rok více snůšek potomků, dokud se její potomci rozmnožují až další rok, je považována také za univoltinní.

4.2. Hnízda

Hnízda solitárních jedinců mohou být stavěna izolovaně, jako je tomu například u již zmíněného druhu *Agapostemon angelicus* (Eickwort, 1981). Spousta jiných druhů ale staví svá hnízda v početných agregacích, např. *Agapostemon radiatus* (Roberts, 1973), *Lasioglossum godmane* (Michener, 1968), *Nomia melanderi* (Wcislo & Engel, 1997), *Dieunomia triangulifera* (Cross & Bohart, 1960; Minckley *et al.*, 1994), *Lasioglossum figueresi* (Wcislo, Wille, & Orozco, 1993), či *Dieunomia triangulifera* (Cross & Bohart, 1960).

Hnízda jsou obvykle velmi jednoduchá s komůrkami stavěnými jednotlivě, přesto se mezi druhy vyskytují výjimky jako například *Agapostemon angelicus* a *Augochlora pura*, které budují komůrky v klastrech (Stockhammer, 1966; Eickwort, 1981). Takové uspořádání je typické spíše pro sociální druhy se sdíleným hnízdem (Batra, 1966b; Brosi, Smith-Pardo, & Gonzalez, 2006). Pokud se taková architektura vyskytuje u solitárních druhů, může se jednat o pozůstatek chování sociálního předka. I u druhu *Halictus quadricinctus* jsou hnízda komplikovanější a svou stavbou komůrek v klastrech připomínají spíše hnízda sociálních včel (Richards, 1994). Richards (1994) považuje chování tohoto druhu za kompletní reverzi ze sociálního chování na samotářské.

4.3. Péče o potomky

Samice solitárních druhů se obvykle nedožije dospělosti svých potomků, nebo hnízdo opouští ještě dříve, než by k tomu mohlo dojít. U druhu *Augochlora pura* se matka může dožít dospělosti svých dcer, kontakt mezi nimi je ale velmi krátký a nijak spolu nespolupracují (Stockhammer, 1966). Mladé samice opouští hnízda brzy po dosažení dospělosti a v některých případech jsou dokonce svou matkou vyhnány (Stockhammer, 1966).

4.4. Hibernace

Když potomci samotářských včel dosáhnou dospělosti, páří se. Oplozené samice si pak vyhledají místo pro hibernaci, kde přečkají nepříznivé podmínky. I zde můžeme pozorovat vymanění z běžného vzorce chování například u druhů *Agapostemon texanus* a *Agapostemon*

sericeus, kde samice dávají přednost sdíleným hibernakulům (Roberts, 1973). A to je stejně jako budování klastrů mnohem častěji pozorované u sociálních druhů. Ještě zajímavější je však skutečnost, že například u druhu *Lasioglossum godmanae* přezimují i samci (Michener, 1968). Takové chování je totiž v rámci čeledi Halictidae vzácné i mezi ostatními sociálními včelami.

4.5. Sociální Polymorfismus

U některých druhů byl zaznamenán sociální polymorfismus, a to například u *Agapostemon texanus* (Eickwort, 1981), nebo *Dieunomia heteropoda* (Gibbs *et al.*, 2014). Přesto, že u obou druhů byla většina populací popsána jako solitární, pozorovaná byla i komunální hnízda s větším počtem samic. Druhy *Halictus jucundus*, *Augochlorella striata* a *Halictus rubicundus* mají společné to, že kromě solitárních jedinců se vyskytují také v eusociálních společenstvech (Michener, 1968; Packer, 1990; Richards, 1994). U druhu *Halictus sexcinctus* je socialita ještě komplexnější. Zahrnuje totiž populace jak solitární, tak i komunální a eusociální (Richards, 2003). U druhu *Lasioglossum figueresi* zase malé procento samic zakládá hnízda ve dvou až trojčlenných skupinách (Batra, 1968). Tyto samice mohou mít stejný nebo rozdílný reprodukční status. Po zahájení reprodukční činnosti však dominuje jedna včela, která vypudí ostatní spoluzakladatelky (Batra, 1968). Populace druhu *Lasioglossum calceatum* nacházející se ve velkých nadmořských výškách jsou solitární (Richards, 1994). Pokud ale hnízdí v nízkých nadmořských výškách, jsou sociální (Richards, 1994).

4.6. Vztahy mezi samicemi

Při střetu dvou samic stejného druhu, které ale pochází z jiných hnízd, dojde buď k agresivnímu nebo kooperativnímu chování. Přestože Batra (1968) předpokládala, že solitární samice jsou vůči sobě velmi agresivní, v porovnání s komunálními a eusociálními druhy, stojí tyto samice se svou agresivitou mezi těmito dvěma typy sociality (McConnell-Garner & Kukuk, 1997). Samice s většími vaječníky jsou obvykle agresivnější, což svědčí o korelaci mezi reproduktivitou a schopností akceptovat cizí samice (Weislo, 1997). Podle Smitha & Wellera (1989) je ale míra agresivity vázána na velikost těla samice, přičemž větší samice útočí jako první. Ve studii, kterou vypracovali McConnell-Garner & Kukuk (1997) byla popřena spojitost agresivity jak s velikostí vaječníků, tak s velikostí těla. Všechny tři tyto práce byly založeny na pozorování odlišných druhů, a tak ani jednu z těchto teorií nemůžeme považovat za platící pro všechny solitární včely. Extrémní agresivita byla pozorována u druhu *Lasioglossum malachurum*, kde strážci bojují s vetřelci až 26 minut, a tyto souboje mohou vést k vážným poraněním až smrti poraženého (Smith & Weller, 1989).

5. Komunální chování

5.1. Agregace

Hnízda komunálních druhů mohou být rozptýlená a izolovaná od ostatních což můžeme vidět například u druhu *Lipotriches sjoestedti* (Wcsilo & Engel, 1997), nebo naopak mohou být stavěna v hnízdních agregacích, což je typické pro druhy *Nomia tetrazonata*, nebo *Lasioglossum erythrurum* (Kukuk & Crozier, 1990; Wcsilo & Engel, 1997).

5.2. Stavba hnízda

Pokud hnízdo obývá více než jedna samice a nedochází zde k překryvu generací nazýváme taková společenství komunální. Počet samic v kolonii se mezi druhy liší. Hnízda mohou obývat i jen dvě samice, jak bylo pozorováno u druhu *Lipotriches sjoestedti* (Michener, 1968), může jich být ale i přes dvacet, jako je tomu například u druhů *Agapostemon femoratus* a *Nomia tetrazonata* (Eickwort, 1981; Wcsilo & Engel, 1997).

Stavbu hnízda může zahájit jedna zakladatelka, ke které se později připojí další dospělé samice, nebo se na založení hnízda podílí větší počet samic. U druhu *Lasioglossum lineatulum* byly popsány obě tyto možnosti, tedy monogynní i polygynní jarní hnízda (Eickwort, 1986). Další možností je znovupoužití hnízda z loňského roku. Samice, které ve svém rodném hnízdě přezimovaly se na jaře probouzí a začínají s opravami a stavbou ve stávajícím hnízdě. Počet samic v kolonii je však omezený, a tak jsou některé z nich nuceny hnízdo opustit a založit nové. Tak je tomu například u druhu *Lasioglossum hemichalceum* (Kukuk, 2002).

5.3. Kasty

U komunálních druhů nedochází k tvorbě kastovní organizace a rozmnožovat se zde mohou všechny samice s dostatečně vyvinutými pohlavními orgány. Samice se obvykle morfologicky neliší, ale u druhů *Lasioglossum hemichalceum* a *Lasioglossum erythrurum* byl popsán dimorfismus mezi samci. V koloniích těchto druhů jsou produkovány dva morfologicky rozdílné typy samců, kdy jedni samci jsou normálně velcí a druzí jsou větší a makrocefalictí (Kukuk & Schwarz, 1987; Kukuk, 1996). Makrocefalictí samci se dále liší tím, že na rozdíl od „normálních“ samců své rodné hnízdo neopouští a bojují v něm mezi sebou o možnost pářit se s místními samicemi (Kukuk & Schwarz, 1988). Vzhledem k tomu, že se větší samci objevují jen v druhé generaci potomků, nejspíše se nejedná o geneticky danou záležitost, ale o jev způsobený vlivem vnějších faktorů. Nejpravděpodobnější je varianta, že samice předchozí generace ovlivňují budoucí morfologii samců množstvím potravy, kterou jim zprostředkují během jejich vývoje (Kukuk & Schwarz, 1987, 1988; Kukuk, 2002). I u druhu *Lasioglossum*

lineatulum se nachází náznak dělby práce. V komunálních koloniích tohoto druhu byla vždy jedna samice, která byla větší než ostatní a měla i vyvinutější vaječníky (Eickwort, 1986). Ta nevyletala ven z hnízda a pravděpodobně se živila vajíčky ostatních samic, nebo zásobami v jejich komůrkách (Eickwort, 1986). Nad ostatními samicemi nedominuje, ani neinhibuje jejich schopnost se rozmnožovat a díky své větší velikosti je často využívána pro roli strážce, čímž je vystavována nebezpečí při ochraně hnízda (Eickwort, 1986). To naznačuje, že se nejedná o typickou královnu známou u eusociálních druhů. Ale vzhledem k tomu, že tato dominantní včela produkuje více potomků než ostatní, měly být tyto kolonie možná řazeny spíše k semisociálním včelám.

5.4. Sociální polymorfismus

Komunální chování bylo dříve považováno za mezikrok v evoluci solitárních druhů k eusociálním (Lin & Michener, 1972). Tento názor je však zastaralý a dnes je vznik komunity považován za nezávislý na vzniku eusociálního chování a jeho evoluci (Schwarz, Richards, & Danforth, 2007). Na družích se sociálním polymorfismem můžeme pozorovat tyto redukce v jejich neúplně dokončených stádiích. Tyto druhy kromě komunity vykazují i chování solitární či eusociální. Například druh *Dieunomia heteropoda* byl nejprve popsán jako samotářský (Weislo, 1993; Weislo & Engel, 1997), později však byly objeveny i kolonie s komunálními sdruženími (Gibbs et al., 2014). Stejný typ polymorfismu byl popsán i u druhu *Sphecodosoma dicksoni*, kde některá hnízda obývá jen jedna samice a v jiných hnízdech jsou samice dvě až tři (Rozen Jr, 1993). Druh *Lasioglossum lineatulum* zase zahrnuje buď hnízda komunální, nebo eusociální (Eickwort, 1986). Tento druh může být dokonce semisociální a to ve chvíli, kdy královny v eusociálních koloniích během léta umírají a jsou nahrazovány jednou z dcer (Eickwort, 1986).

Druh *Habralictus bimaculatus* je také poměrně komplexní, co se variability v sociálním uspořádání týče. Nalezená hnízda byla buď solitární, nebo komunální (Michener et al., 1979). V komunálních hnízdech typicky nedochází k rozdělení na reprodukční kasty. Zatímco v některých komunitách pracuje každá samice na zásobování a stavbě svých vlastních komůrek, v jiných hnízdech samice spolupracují (Michener et al., 1979). Taková hnízda pak můžeme považovat za quasisociální. Quasisociální chování je však dost vzácné, a proto se na tuto studii nelze plně spoléhat, zvláště když její autoři zkoumali jen osm hnízd, z nichž jen tři splňovaly podmínky pro tento typ sociality. Stejná škála sociálního chování byla popsána i u druhu *Caenohalictus eberhardorum* (Michener et al., 1979; Packer, 2006).

5.5. Vztahy mezi samicemi

Během pozorování uměle vyvolaných střetů mezi samicemi stejného druhu, bylo zjištěno, že u nepříbuzných včel, které nesdílely společné hnízdo se vyskytuje agrese méně často než u druhů s jinými typy sociality (Packer, 2006). Zároveň bylo odhaleno, že včely komunálních populací mají vyšší tendenci spolupracovat se samicemi z jiných společenstev (McConnell-Garner & Kukuk, 1997; Packer, 2006). To odpovídá chování včel pozorovaných v přírodě a skutečnosti, že hnízdo sdílí samice, které nemusí být blízce příbuzné (Kukuk & Schwarz, 1987) a kdyby k sobě chovaly agresivní postoj, bylo by udržení takové sociální struktury náročné. U některých druhů je vzájemná tolerance dokonce natolik vysoká, že je jednotlivcům umožněn vstup do cizích hnízd a dochází tak k vystřídání i více hnízd během života včely (Abrams & Eickwort, 1981).

6. Eusociální chování

6.1. Agregace

Stejně jako u solitárních a komunálních druhů popsaných výše, i mezi eusociálními druhy se často vyskytují takové, které staví svá hnízda v agregacích. Takové hnízdní seskupení můžeme pozorovat například u druhů *Lasioglossum breedi* (Michener *et al.*, 1979), *Lasioglossum rohweri* (Breed, 1975), *Lasioglossum versatum* (Michener, 1966) a *Lasioglossum zephyrum* (Weislo, 1997) u kterého bylo dokonce zjištěno, že čím blíže u sebe hnízda jsou, tím jsou si jejich obyvatelé příbuznější (Batra, 1966a). Hnízda druhu *Lasioglossum malachurum* byla dokonce nalezena v agregacích skládajících se až z několika tisíců jednotek (Richards, 2003). V agregacích se můžou kolonie vyskytovat například z toho důvodu, že samice po přezimování využívají svá loňská hnízda, a v případě že se rozhodnou založit nová, provedou tak v blízkosti svých rodných hnízd (Sakagami, Laroca, & Moure, 1967).

6.2. Zakládání hnízda

Eusociální kolonie mohou být na jaře zakládány jen jednou samicí, jako je tomu například u druhu *Lasioglossum zephyrum*, nebo *Lasioglossum coeruleum* (Stockhammer, 1967; Weislo, 1997). Takové druhy se tedy dočasně projevují jako solitární do té doby, než královniny dcery dosáhnou dospělosti. U *Lasioglossum zephyrum* byla ale zároveň pozorovaná společná stavba hnízda prováděná až čtyřmi samicemi (Weislo, 1997). Včely druhu *Lasioglossum umbripenne* kromě čistě eusociálních kolonií s reprodukčními kastami formují i hnízda, ve kterých se trvale vyskytuje větší počet královen. (Eickwort & Eickwort, 1971). Jedná se tedy o polygynní kolonie s velkým počtem jedinců, z nichž je téměř 50 % schopno ovipozice. Kasty jsou od sebe

sice těžko rozlišitelné, ale přesto jsou zde přítomné (Wille & Orozco, 1970; Richards *et al.*, 2003).

Výstavba za úsilí jedné samotné samice byla pozorovaná i u druhu *Lasioglossum malachurum*, či *Lasioglossum versatum* (Michener, 1966; Richards, 2003). U posledně zmíněného druhu přezimují samice ve větším počtu ve svém rodném hnízdě. V tomto hnízdě také po hibernaci produkují své potomky. Během aktivní sezóny mohou některé dělnice hnízdo opustit a samy založit nové (Michener, 1966). Přezimování eusociálních včel v rodných hnízdech je i u dalších druhů poměrně časté. Pozorované bylo například i u *Lasioglossum duplex*, nebo *Lasioglossum marginatum* (Plateaux-Quénu, 1959; Sakagami & Munakata, 1972). Přesto se najdou i takové včely, u kterých oplozené samice opouští rodné hnízdo a odlétá hibernovat jinam, viz *Lasioglossum rohweri* (Breed, 1975). Včely druhu *Lasioglossum aeneiventre* pro změnu nepřezimují vůbec a jsou aktivní téměř po celý rok, s výjimkou období silného deště (Wcislo *et al.*, 1993).

Eusociální kolonie se mohou skládat z velkého množství jedinců, což můžeme pozorovat u druhu *Lasioglossum malachurum* (Richards, 2000), nebo *Lasioglossum marginatum* (Plateaux-Quénu, 1962; Richards, 2000). Některé druhy naopak tvoří jen velmi malé kolonie jako například *Lasioglossum laevisimum* (Packer, 1992), nebo *Lasioglossum breedi* tvořící kolonie o 2-3 jedincích (Michener *et al.*, 1979).

6.3. Kasty

Kolonie s eusociální organizací se od ostatních typů socialit liší zejména tím, že zde dochází k překrývání generací a tvorbě reprodukčních kast (Michener, 1974). Jednou kastou jsou takzvané královny. Jedná se o samice schopné reprodukce s více či méně „poddanými“. Tito poddaní neboli dělnice mají za úkol shánět potravu, stavět a strážit hnízdo. Tyto kasty od sebe mohou být rozpoznatelné na první pohled v případech, kdy se velikostně liší. Největší velikostní rozdíl mezi kastami je údajně u druhu *Augochlora decorata* (Danforth & Eickwort, 1997). Znatelný rozdíl mezi kastami se nachází i u druhů *Lasioglossum duplex* (Sakagami & Hayashida, 1968), nebo *Lasioglossum zephyrum* (Wcislo, 1997). V jiných případech, kde se včely nijak významně morfologicky neliší, je identifikace kast obtížná. To platí mimo jiné pro druhy *Lasioglossum breedi* (Michener *et al.*, 1979) a *Lasioglossum versatum* (Michener, 1966). Kromě morfologického určení, mohou být samice rozřazeny do kast i na základě velikosti vaječníků, či obsahu spermatu ve spermatékách (Michener *et al.*, 1955). Při takové identifikaci se předpokládá, že dělnice, které se nereprodukují nebudou mít ve vaječnících vyvinuté oocyty (nebo jen minimálně), a že nebudou oplozené. Přesto u některých druhů neexistuje ostrá hranice

mezi kastami, a vaječníky dělnic mohou být zvětšené a schopné reprodukce, i za přítomnosti jejich matky. Tak je tomu například u druhů *Lasioglossum rohweri* (Breed, 1975), *Lasioglossum breedi* (Michener *et al.*, 1979), *Lasioglossum laevissimum* (Packer, 1992) či *Lasioglossum versatum*, kde se zároveň vyskytuje i větší počet královen (Michener, 1966). Neúplná inhibice reprodukce u dělnic je výhodná v případě úmrtí královny, kdy jedna z dělnic může královnu nahradit (Breed, 1975; Litte, 1977; Eickwort, 1986; Rehan *et al.*, 2013). Proto mluvíme o dvou typech královen. Jeden typ nazýváme zakladatelský, protože tyto královny se vyvinuly ze včel, které hnízda založily (Michener, 1990). Druhým typem jsou královny náhradní, které se vyvinuly z dělnic po smrti či zmizení jejich matky (Michener, 1990). V jiných případech, například u druhu *Lasioglossum duplex* (Richards *et al.*, 2003), *Lasioglossum malachurum* (Richards, 2000), či *Megalopta genalis* (Weislo *et al.*, 2004) se takové dělnice mohou zachovat sobecky, opustit rodné hnízdo a založit vlastní kolonii na jiném místě. Dělnice se také někdy mohou reprodukovat partenogeneticky a produkují tak haploidní samce (Plateaux-Quénu, 1962; Rehan *et al.*, 2013). To je pro dělnice z genetického hlediska výhodné, protože samice se svým synem sdílí polovinu genů, zatímco se svým bratrem sdílí jen jednu čtvrtinu (Hamilton, 1964).

Zatímco u některých druhů musí být mrtvá královna v létě nahrazována jednou ze svých dcer, královny jiných druhů se dožívají až do konce kolonie, a tedy do vzniku pohlaví generace. Jako příklad uvádím druh *Lasioglossum rohweri*, u kterého byly popsány obě možnosti, dlouhověkost je však častější (Breed, 1975). Zajímavý případ dlouhověkosti je známý u druhu *Lasioglossum marginatum*, jehož dlouhodobé kolonie trvají 4-6 let (Plateaux-Quénu, 1959). Každý rok je produkována pouze jedna generace dělnic, které žijí jen jeden rok, zatímco dlouhověké královny se dožívají až do produkce finální generativní snůšky (Plateaux-Quénu, 1962). Kolonie trvající tolik let jsou vzácné a nenašla jsem žádný další záznam jejich výskytu u jiných druhů čeledi Halictidae.

6.4. Sociální polymorfismus

Pokud se u druhů vyskytuje některé z méně organizovaných sociálních uspořádání (např. solitární nebo komunální) a zároveň jsou jeho zástupci schopni dosáhnout komplexity eusociálních společenství, můžeme tyto druhy označit za fakultativně eusociální. To platí i u druhu *Lasioglossum rubricauda*, kde se počet samic pohybuje od jedné do deseti (Michener, 1968). Některá hnízda tohoto druhu tedy mohou být solitární. Kolonie druhu *Lasioglossum lineatulum* začínají jako solitární nebo komunální a jen z některých z nich se později mohou stát kolonie s eusociální organizací (Eickwort, 1986). U druhu *Lasioglossum coeruleum*, nebo

Lasioglossum seabrai začne se stavbou hnízda matka sama (Stockhammer, 1967; Michener *et al.*, 1979). U *Lasioglossum seabrai* byly ale pozorovány případy, kdy se k matce připojila další samice (Michener *et al.*, 1979). Vztah mezi nimi byl popsán jako semisociální (Michener *et al.*, 1979). V této studii ale není reprodukční dělba práce mezi samicemi prokázána a může se jednat o seskupení komunálního charakteru, nebo polygynii, v případě, že vzniklé hnízdo by bylo následně eusociální se dvěma královnami. Sociální polymorfismus byl v několika případech považován za důsledek vlivu rozdílného podnebí. Nicméně pro takové tvrzení často nejsou dostatečné důkazy. U druhu *Lasioglossum calceatum* byl ale výzkum detailnější a skutečně lze prohlásit, že tento druh se může chovat buď solitárně (vysoké nadmořské výšky), nebo eusociálně (nižší nadmořské výšky) v závislosti na klimatických podmínkách (Sakagami & Munakata, 1972). Další podobný případ sociálního polymorfismu byl popsán u druhu *Halictus rubicundus* (Soucy, 2002) nebo *Lasioglossum baleicum* (Hirata & Higashi, 2008). Tento druh je podle všeho sociální v oblastech s teplým podnebím (Hogendoorn & Leys, 1997) a solitární v chladnějších oblastech (Armbruster & Guinn, 1989; Potts & Willmer, 1997). Podobně se projevuje i druh *Lasioglossum albipes*, který je ve vnitrozemí Francie solitární, ale na klimaticky teplejším jihozápadním okraji Francie tvoří jedinci sociální seskupení (Plateaux-Quénu, Plateaux, & Packer, 2000). U druhů *Halictus tumulorum* a *Halictus confusus* je sociální polymorfismus pravděpodobně vzniklý jako důsledek nedokončené reverze z eusociální organizace (Richards, 1994).

6.5. Vztahy mezi samicemi

Eusociální včely jsou poměrně agresivní, když dojde na kontakt s cizími samicemi a nejsou ochotné s nimi spolupracovat (McConnell-Garner & Kukuk, 1997). Agresivní jsou i královny vůči svým dělnicím, čímž může být udržován jejich kastovní status (Pabalan, Davey, & Packer, 2000). Nicméně při pokusech se včelami druhu *Halictus scabiosae* byla pozorovaná jen mírná agrese při kontaktu samic ze stejného hnízda, a dokonce ještě méně agresivní postoj zaujaly včely k samicím cizím (Gonzalez *et al.*, 2018). To je podle všeho způsobeno sníženou příbuzností dělnic jakožto důsledek polygyneze (Gonzalez *et al.*, 2018).

7. Semisociální chování

Semisocialita je podle Michenera (1969) kritickým stadiem vývoje sociálního chování v Halictinae. Stejně jako eusocialita totiž zahrnuje kastovní uspořádání a dělbu práce. Semisocialita se vyskytuje mezi druhy poměrně vzácně a ve většině případech se jedná pouze

o ontogenetickou fázi vývoje kolonií eusociálních druhů. Jedním z případů takové semisociální kolonie jsou eusociální druhy, u kterých jsou hnízda zakládána skupinou kooperujících samic. Tyto společenstva jsou však semisociální jen do té doby, než dcery těchto zakladatelek dospějí a v hnízdě se tak začnou překrývat dvě generace. U těchto druhů začne na jaře několik zakladatelek po hibernaci se stavbou hnízda společně, a z jedné z nich se pak stane královna, zatímco ostatní zaujmou pozici dělnic. Dalším případem výskytu semisociality je situace, kdy v eusociálním hnízdě královna zemře brzy v létě, a kolonie pak obsahují jen letní generaci dcer. Tyto kolonie zůstávají semisociální i v případě, kdy jsou královny později nahrazeny staršími a dominantními z dělnic, protože všechny stále náleží do jedné generace (Eickwort, 1986). Včely druhu *Augochloropsis sparsilis* také budují semisociální kolonie, kde spolupracující samice mohou ale nemusí být sestry (Michener & Lange, 1958). Semisocialní jsou podle všeho také druhy *Caenaugochlora costaricensis* a *Pseudaugochlora sordiculis* (Michener & Kerfoot, 1967). Podobné chování bylo popsáno také u *Nomia capitata*, kde ale nemáme dostatečné důkazy, že se skutečně jedná o semisocialitu (Batra, 1966b).

I u *Augochlora comis* spolu hnízdo sdílí samice jedné generace, z nichž se některé projevují jako dělnice a v každém hnízdě se vyskytuje jedna královna. Ta je na rozdíl od dělnic inseminována a má vyvinuté vaječníky (Eickwort & Eickwort, 1973). U pozorovaných kolonií tohoto druhu nikdy nedošlo k generačnímu překryvu a tedy ani ke vzniku eusociálního společenství (Eickwort & Eickwort, 1973).

8. Evoluce eusociality u čeledi Halictidae

Analýzami sekvence DNA bylo zjištěno, že eusocialita v evoluci vznikla jen párkrát a mnohem častější jsou její reverze zpět k nižším úrovním sociálního chování (Schwarz *et al.*, 2007). V čeledi Halictidae pravděpodobně vznikla eusocialita jen dvakrát (Gibbs *et al.*, 2012b).

8.1. Sdílení hnízda

Jednou z podmínek pro vznik eusociální kolonie (a sociálního chování vůbec) je sdílení společného hnízda několika samicemi. Pro včely je časově náročné postavit hnízdo, proto je pro samice výhodné sdílet jedno společné, na jehož stavbě spolupracují. Vzniku sdíleného hnízda může být dosaženo i vlivem predáčního a parazitického tlaku (Lin & Michener, 1972). Pokud je totiž samice solitární a odletí shánět potravu, její hnízdo zůstane nestřežené. V mnoha sociálních hnízdech má jedna nebo několik samic přímo funkci strážce (Breed, 1975; Rack & Eickwort, 1980; Eickwort, 1981), právě proto aby bylo hnízdo vždy hlídáno. U druhu

Lasioglossum erythrurum hlídají vchod do hnízda makrocefaličtí samci (Kukuk & Crozier, 1990), u polygynních hnízd druhu *Halictus ligatus* zase stráží hnízdo největší a hlavní reprodukční samice (Miyanaga, Maeta, & Sakagami, 1999). Včely hnízdo chrání buď blokováním vchodu, nebo agresivním chováním. Predátoři a paraziti mají možná vliv i na shlukování hnízd do agregací. Agregativní hnízdění ale může být i důsledkem omezeného výskytu vhodného prostředí pro stavbu hnízda (Batra, 1978). Podle Michenera (1958) jsou agregace solitárních hnízd jedním z kroků vedoucích směrem ke sdílení společného hnízda více samicemi. V hnízdech sdílených více samicemi jsou často komůrky stavěny v klastrech (Batra, 1966b; Wille & Orozco, 1970), zatímco v solitárních hnízdech jsou komůrky často stavěné izolovaně (Batra, 1984). Vývoj sociality a architektury hnízda spolu ale nejspíš nesouvisí, protože byly nalezeny i solitární druhy tvořící komůrky v klastrech (Stockhammer, 1966; Eickwort, 1981).

8.2. Rodičovská manipulace

Dalším z atributů eusociálního chování je kastovní rozdělení jedinců na reprodukční královny a sterilní samice. Tyto role jsou včelám pravděpodobně přidělovány postimaginálně. Což by znamenalo, že všechny samice jsou totipotentní (schopné zastat jakoukoliv roli v hnízdě). U primitivně eusociálních druhů je potlačování vývoje vaječníků dělnic často výsledkem agresivního chování královny (Michener & Brothers, 1974; Wheeler, 1986; Michener, 1990). Inhibice reprodukce dělnic u pokročile eusociálních druhů je dána hlavně hormonálně a feromonálními sekrecemi reprodukčního jedince (Fletcher & Ross, 1985). Tento typ chemické kontroly je ve velkých společenstvech nejučinnější (Wheeler, 1986). U druhu *Lasioglossum marginatum* je reprodukční status určen tím, jestli se samice čerstvě po dosažení dospělosti páří nebo ne (Plateaux-Quénu, 1962). Pokud je samců hodně, existuje větší šance na spáření a vznik královen. Pokud je samců málo, bude většina samic odkázána k životu dělnice. Kastovní systém tedy může být ovlivněn regulací produkce samců. Nicméně v některých případech může být kastovní určení i preimaginální. Vývoj jedince pak může ovlivnit například přísun potravy, který má v juvenilním stádiu k dispozici (Richards & Packer, 1994). Stupeň rozdílné reprodukivity u dělnic a královen může být také využit pro určení typu eusociality (Schwarz *et al.*, 2007). Dalším takovým faktorem může být i množství jedinců v kolonii (Schwarz *et al.*, 2007). Královnou obvykle bývá nejstarší samice, která hnízdo i založila.

8.3. Haplodiploidita

Aby vznikla eusocialita, musí se dělnice vzdát svého nároku na reprodukci. Jak se ale ukázalo, jejich fitness se tím nesníží, spíše naopak. Důsledkem haplodiploidního určení pohlaví u Hymenoptera jsou si totiž sestry, které spolu sdílejí tři čtvrtiny genetické informace, příbuznější než matka s dcerou, které sdílejí jen polovinu svých genů (Hamilton, 1964). Pro dělnice je tedy výhodnější investovat do vypomáhání královně s produkcí svých reprodukčních sester, díky kterým propagují více svých genů (Pamilo, 1987). Pro odůvodnění vzniku eusociality ale pouze existence haplodiploidity nestačí. Existují totiž i jiné skupiny živočichů s tímto určením pohlaví (White, 1984; Cruickshank & Thomas, 1999), u kterých ke vzniku eusociality nedošlo. Navíc v případě, že se královna páří s více samci (Kukuk & May, 1990; Bekkevold, Frydenberg, & Boomsma, 1999; Packer, 2010), je pravděpodobnější, že pro dělnici bude její vlastní dcera příbuznější (Hamilton, 1964).

8.4. Překryv generací

Existence generačního překryvu je vlastnost eusociálních kolonií, kterou se nejvíce liší od ostatních sociálních forem (Michener, 1974). Překryv generací vznikl nejspíše tím, že matky solitárních druhů začaly v hnízdě zůstat až do dospělosti svých dcer. Postupně se pak vyvinul i systém, kdy královniny dcery zůstávají v rodném hnízdě, které sdílí se svou matkou a zde pak mohou pomáhat s produkcí svých sester. To, že dcery zůstanou v hnízdě, aby pomáhaly své matce je způsobeno spíše než evolucí altruismu u dělnic tím, že se u matek vyvinula schopnost kontrolovat a ovládat své dcery (Michener & Brothers, 1974). Může se ale jednat o mutualistický vztah pro obě strany. Pro dělnice je totiž riskantní hnízdo opustit a založit nové. Navíc nemají jistotu, že se spáří a budou tak moci propagovat své geny efektivně (Michener & Brothers, 1974).

8.5. Počet generací

Eusociální včely obvykle produkují dvě generace potomků za sezónu, případně více. V té první dochází k produkci především sterilních dělnic. Poslední (někdy již ta druhá) generace dá vznik reproduktivním samicím a samcům, kteří se pak páří a samice hibernují do příští sezóny. Tím se eusociální kolonie liší od ostatních druhů s jiným typem sociality, které rovnou produkují samice schopné reprodukce a během sezóny tak vytvoří jen jednu snůšku. Tvorba dvou generací potomků za rok byla ale pozorovaná i u některých komunálních (Knerer & Schwarz, 1976; Eickwort, 1986; Kukuk, 2002), nebo solitárních druhů (Stockhammer, 1966; Eickwort, 1981). Včely eusociálního druhu *Lasioglossum marginatum* ale také produkují jen jednu snůšku za

rok. Ta se skládá z dělnic a reprodukční generace je vytvořena až po několika letech existence kolonie (4-6 let).

8.6. Sdílení potravy

Sdílení potravy mezi samicemi formou trofalaxe je poměrně vzácná a pokročilá forma spolupráce, která vyžaduje vysokou míru altruismu. Proto může být toto chování považováno za jev vedoucí k eusocialitě. Trofalaxe ale byla pozorovaná jen u komunálních druhů, například u *Lasioglossum hemichalceum* nebo *Lasioglossum erythrurum* (Kukuk & Crozier, 1990; Smith *et al.*, 2013). U eusociálních ani solitárních druhů ale pozorovaná nebyla (Kukuk & Crozier, 1990). Trofalaxe je tedy pravděpodobně není nutná pro vývoj eusociality (Kukuk & Schwarz, 1987).

8.7. Prvky chování

Při porovnávání interakcí mezi včelami různých typů socialit bylo zjištěno, že všechny vykazují stejné prvky chování, jen se liší ve frekvenci jejich projevu (McConnell-Garner & Kukuk, 1997). Pro vznik eusociality se tedy nejspíš nemusel vyvinout žádný nový typ vzájemných interakcí.

9. Závěr

V této práci jsem se pokusila nastínit variabilitu v sociálním projevu včel z čeledi Halictidae a její zastoupení v jednotlivých liniích. Práce má napomoci v pochopení rozdílů mezi různými úrovněmi sociálních strategií. Na konec jsem rozebrala jednotlivé aspekty nejkomplexnější formy sociality, tedy eusociálního chování, abych nastínila, co vše je potřeba pro jeho vznik. Jednotlivé druhy jsou v publikacích často popsány jen jedním typem sociality, to ovšem nemusí být správně. V několika případech byl u druhů pozorovaný sociální polymorfismus, a to mezipopulační i vnitropopulační. Tedy v rámci jednoho druhu se mohou objevovat hnízda s různými sociálními uspořádáními a tato uspořádání se mohou měnit i během ontogenetického vývoje jednotlivých hnízd. Proto by se dle mého názoru měly jednou formou sociality označovat jen jednotlivá hnízda v jednom daném čase. Studií, které by se věnovaly důkladnému popisu chování jednotlivých druhů je málo. Proto bych ráda přispěla svou plánovanou diplomovou prací. Ta se bude věnovat popisu a analýze sociálního uspořádání u tolik zajímavého druhu *Lasioglossum marginatum*. Je v plánu použití i molekulárních markerů pro zjištění příbuznosti jedinců v hníždě.

Použité zdroje

- ABRAMS, J. & EICKWORT, G.C. (1981) Nest switching and guarding by the communal sweat bee *Agapostemon virescens* (Hymenoptera, Halictidae). *Insectes Sociaux* **28**: 105–116.
- ARMBRUSTER, W.S. & GUINN, D.A. (1989) The Solitary Bee Fauna (Hymenoptera: Apoidea) of Interior and Arctic Alaska: Flower Associations, Habitat Use, and Phenology. *Journal of the Kansas Entomological Society* **62**: 468–483.
- ASCHER, J.S. & PICKERING, J. (2012) *Discover Life bee species and world checklist* (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila).
http://www.discoverlife.org/mp/20q?guide=Apoidea_species.
- BATRA, S. (1966a) The Life Cycle and Behavior of the Primitively Social Bee, *Lasioglossum zephyrum* (Halictidae). *The University of Kansas Science Bulletin* **46**: 359–423.
- BATRA, S. (1966b) Nests and Social Behavior of Halictine bees of India (Hymenoptera: Halictidae). *The Indian Journal of Entomology* **28**: 375–393.
- BATRA, S.W.T. (1968) Behavior of Some Social and Solitary Halictine Bees within Their Nests: A Comparative Study (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* **41**: 120–133.
- BATRA, S.W.T. (1978) Aggression, Territoriality, Mating and Nest Aggregation of Some Solitary Bees (Hymenoptera: Halictidae, Megachilidae, Colletidae, Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society* **51**: 547–559.
- BATRA, S.W.T. (1984) Solitary Bees. *Scientific American* **250**: 120–127. Scientific American, a division of Nature America, Inc.
- BEKKEVOLD, D., FRYDENBERG, J. & BOOMSMA, J.J. (1999) Multiple mating and facultative polygyny in the Panamanian leafcutter ant *Acromyrmex echinator*. *Behavioral ecology and sociobiology* **46**: 103–109. Springer.
- BRADY, S.G., LITMAN, J.R. & DANFORTH, B.N. (2011) Rooting phylogenies using gene duplications: An empirical example from the bees (Apoidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **60**: 295–304.
- BREED, M.D. (1975) Life Cycle and Behavior of a Primitively Social Bee, *Lasioglossum rohweri* (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* **48**: 64–80. Kansas (Central States) Entomological Society.
- BROSI, B.J., SMITH-PARDO, A. & GONZALEZ, V.H. (2006) A new wood-nesting *Neocorynura* (Hymenoptera: Halictidae: Augochlorini) from Costa Rica, with notes on its biology. *Zootaxa* **1189**: 55–68.
- CHANDLER, L. (1961) Light trap collections of the nocturnal bee, *Sphecodogastra texana* (Cresson) (Hymenoptera, Halictidae). In *Proceedings of the Indiana Academy of Science* **71**: 124–129.

- COSTA, J.T. & FITZGERALD, T.D. (2005) Social terminology revisited: Where are we ten years later? *Annales Zoologici Fennici* **42**: 559–564. Finnish Zoological and Botanical Publishing Board.
- CRONIN, A.L. & HIRATA, M. (2003) Social polymorphism in the sweat bee *Lasioglossum* (*Evylaeus*) *baleicum* (Cockerell) (Hymenoptera, Halictidae) in Hokkaido, northern Japan. *Insectes Sociaux* **50**: 379–386.
- CROSS, E.A. & BOHART, G.E. (1960) The biology of *Nomia* (*Epinomia*) *triangulifera* with comparative notes on other species of *Nomia*. *University of Kansas Science Bulletin* **41**: 761–792.
- CRUICKSHANK, R.H. & THOMAS, R.H. (1999) Evolution of Haplodiploidy in Dermanyssine Mites (acari: Mesostigmata). *Evolution* **53**: 1796–1803.
- DALY, H.V. (1961) Biological Observations on *Hemihalictus lustrans*, with a Description of the Larva (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* **34**: 134–141. Kansas (Central States) Entomological Society.
- DANFORTH, B.N. (1999) Phylogeny of the bee genus *Lasioglossum* (Hymenoptera: Halictidae) based on mitochondrial COI sequence data. *Systematic Entomology* **24**: 377–393.
- DANFORTH, B.N. (2002) Evolution of sociality in a primitively eusocial lineage of bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **99**: 286–290.
- DANFORTH, B.N., BRADY, S.G., SIPES, S.D. & PEARSON, A. (2004) Single-Copy Nuclear Genes Recover Cretaceous-Age Divergences in Bees. *Systematic Biology* **53**: 309–326.
- DANFORTH, B.N., CONWAY, L. & JI, S.Q. (2003) Phylogeny of eusocial *Lasioglossum* reveals multiple losses of eusociality within a primitively eusocial clade of bees (Hymenoptera: Halictidae). *Systematic Biology* **52**: 23–36.
- DANFORTH, B.N., EARDLEY, C., PACKER, L., WALKER, K., PAULY, A. & RANDRIANAMBININTSOA, F.J. (2008) Phylogeny of Halictidae with an emphasis on endemic African Halictinae. *Apidologie* **39**: 86–101.
- DANFORTH, B.N. & EICKWORT, G.C. (1997) The evolution of social behavior in the augochlorine sweat bees (Hymenoptera: Halictidae) based on a phylogenetic analysis of the genera. In J. C. Choe & B. J. Crespi (eds.), *The evolution of social behavior in insects and arachnids*: 270–292. Cambridge: Cambridge University Press.
- DANFORTH, B.N., FANG, J. & SIPES, S. (2006) Analysis of family-level relationships in bees (Hymenoptera: Apiformes) using 28S and two previously unexplored nuclear genes: CAD and RNA polymerase II. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **39**: 358–372.
- EICKWORT, G.C. (1981) Aspects of the Nesting Biology of Five Nearctic Species of *Agapostemon* (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* **54**: 337–351. Kansas (Central States) Entomological Society.

- EICKWORT, G.C. (1986) First steps into eusociality: the sweat bee *Dialictus lineatulus*. *Florida Entomologist*, **69**:742–754.
- EICKWORT, G.C. & EICKWORT, K.R. (1971) Aspects of the Biology of Costa Rican Halictine Bees, II. *Dialictus umbripennis* and Adaptations of Its Caste Structure to Different Climates. *Journal of the Kansas Entomological Society* **44**: 343–373. Kansas (Central States) Entomological Society.
- EICKWORT, G.C. & EICKWORT, K.R. (1973) Aspects of the Biology of Costa Rican Halictine Bees, V. *Augochlorella edentata* (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* **46**: 3–16.
- EICKWORT, G.C., KUKUK, P.F. & WESLEY, F.R. (1986) The Nesting Biology of *Dufourea novaeangliae* (Hymenoptera: Halictidae) and the Systematic Position of the Dufoureae Based on Behavior and Development. *Journal of the Kansas Entomological Society* **59**: 103–120.
- ENGEL, M.S. (2000) Classification of the bee tribe Augochlorini (Hymenoptera: Halictidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* **250**:1–90. American Museum of Natural History.
- ENGEL, M.S. (2005) Family-Group Names for Bees (Hymenoptera: Apoidea). *American Museum Novitates* **3476**: 1–33.
- ENGEL, M.S. (2013) Revision of the cleptoparasitic bee genus *Cleptommation* (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of Melittology* **22**: 1–26.
- FIELD, J. (1996) Patterns of provisioning and iteroparity in a solitary halictine bee, *Lasioglossum* (*Evylaeus*) *fratellum* (Perez), with notes on *L. (E.) calceatum* (Scop.) and *L. (E.) villosulum* (K.). *Insectes Sociaux* **43**: 167–182.
- FLETCHER, D.J.C. & ROSS, K.G. (1985) Regulation of Reproduction in Eusocial Hymenoptera. *Annual Review of Entomology* **30**: 319–343.
- GIBBS, J. (2009) A new cleptoparasitic *Lasioglossum* (Hymenoptera, Halictidae) from Africa. *Journal of Hymenoptera Research* **18**: 74–79.
- GIBBS, J., ALBERT, J. & PACKER, L. (2012a) Dual origins of social parasitism in North American *Dialictus* (Hymenoptera: Halictidae) confirmed using a phylogenetic approach. *Cladistics* **28**: 195–207.
- GIBBS, J., BRADY, S.G., KANDA, K. & DANFORTH, B.N. (2012b) Phylogeny of halictine bees supports a shared origin of eusociality for *Halictus* and *Lasioglossum* (Apoidea: Anthophila: Halictidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **65**: 926–939.
- GIBBS, J., DUMESH, S. & GRISWOLD, T.L. (2014) Bees of the genera *Dufourea* and *Dieunomia* of Michigan (Hymenoptera: Apoidea: Halictidae), with a key to the *Dufourea* of the eastern United States. *Journal of Melittology* **3**: 1–15.
- GONZALEZ, V.H., PATTON, R., PLASCENCIA, M., GIRIŞGIN, A.O., ÇAKMAK, I. & BARTHELL, J.F. (2018) High levels of tolerance between nestmates and nonnestmates in the

- primitively eusocial sweat bee *Halictus scabiosae* (Rossi) in Turkey (Hymenoptera: Halictidae). *Insectes Sociaux* **65**: 339–343.
- HAMILTON, W.D. (1964) The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of Theoretical Biology* **7**: 17–52.
- HIRATA, M. & HIGASHI, S. (2008) Degree-day accumulation controlling allopatric and sympatric variations in the sociality of sweat bees, *Lasioglossum* (*Evylaeus*) *baleicum* (Hymenoptera: Halictidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **62**: 1239–1247.
- HOGENDOORN, K. & LEYS, R. (1997) Life-Cycle of *Halictus rubicundus* Christ (Hymenoptera: Halictidae) in the Netherlands: Comparison of Two Populations. *Journal of the Kansas Entomological Society* **70**: 347–352. Kansas (Central States) Entomological Society.
- KNERER, G. & SCHWARZ, M. (1976) Halictine Social Evolution: The Australian Enigma. *Science* **194**: 445–448.
- KUKUK, P.F. (1996) Male Dimorphism in *Lasioglossum* (*Chilalictus*) *hemichalceum*: The Role of Larval Nutrition. *Journal of the Kansas Entomological Society* **69**: 147–157. Kansas (Central States) Entomological Society.
- KUKUK, P.F. (2002) Nest Reuse in a Communal Halictine Bee, *Lasioglossum* (*Chilalictus*) *hemichalceum* (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* **75**: 3–7. Kansas (Central States) Entomological Society.
- KUKUK, P.F. & CROZIER, R.H. (1990) Trophallaxis in a communal halictine bee *Lasioglossum* (*Chilalictus*) *erythrurum*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **87**: 5402–5404. National Academy of Sciences.
- KUKUK, P.F. & MAY, B. (1990) Diploid Males in a Primitively Eusocial Bee, *Lasioglossum* (*dialictus*) *Zephyrum* (hymenoptera: Halictidae). *Evolution* **44**: 1522–1528.
- KUKUK, P.F. & SCHWARZ, M. (1987) Intranest Behavior of the Communal Sweat Bee *Lasioglossum* (*Chilalictus*) *erythrurum* (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* **60**: 58–64. Kansas (Central States) Entomological Society.
- KUKUK, P.F. & SCHWARZ, M. (1988) Macrocephalic male bees as functional reproductives and probable guards. *The Pan-Pacific entomologist*. **64**: 131–137.
- LIN, N. & MICHENER, C.D. (1972) Evolution of Sociality in Insects. *The Quarterly Review of Biology* **47**: 131–159. University of Chicago Press.
- LINSLEY, E.G., MACSWAIN, J.W. & SMITH, R.F. (1952) Outline for Ecological Life Histories of Solitary and Semi-Social Bees. *Ecology* **33**: 558–567. Ecological Society of America.
- LITTE, M. (1977) Aspects of the social biology of the bee *Halictus ligatus* in New York State (Hymenoptera, Halictidae). *Insectes Sociaux* **24**: 9–36. Springer.

- MCCONNELL, J.L. (1994) Nesting biology and behavioral interactions of two solitary halictine bees *Lasioglossum* (*Lasioglossum*) sp. and *Lasioglossum* (*Chilalictus*) *platycephalum* (Hymenoptera: Halictidae). *Graduate Theses, Dissertations, & Professional Papers*. 6719. The University of Montana.
- MCCONNELL-GARNER, J. & KUKUK, P.F. (1997) Behavioral Interactions of Two Solitary, Halictine Bees with Comparisons among Solitary, Communal and Eusocial Species. *Ethology* **103**: 19–32.
- MICHENER, C. (1958) The Evolution of Social Behavior in Bees. *Proceedings of the Tenth International Congress of Entomology*, Montreal **2**: 441–447.
- MICHENER, C. & LANGE, R. (1958) Observations on the Ethology of Neotropical Anthophorine Bees (Hymenoptera: Apoidea). *University of Kansas Science Bulletin*, **39**: 69–96.
- MICHENER, C.D. (1966) The Bionomics of a Primitively Social Bee, *Lasioglossum versatum* (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* **39**: 19–217. Kansas (Central States) Entomological Society.
- MICHENER, C.D. (1968) Notes on the Nests and Life Histories of Some African Halictid Bees with Description of a New Species. *Transactions of the American Entomological Society* **94**: 473–497. American Entomological Society.
- MICHENER, C.D. (1969) Comparative social behavior of bees. *Annual Review of Entomology* **14**: 299–342.
- MICHENER, C.D. (1974) *The social behavior of the bees: A comparative study*. Harvard University Press, Cambridge.
- MICHENER, C.D. (1978) The parasitic groups of Halictidae (Hymenoptera, Apoidea). *University of Kansas Science Bulletin* **51**: 291–339.
- MICHENER, C.D. (1990) Reproduction and castes in social halictine bees. In: Engels W (ed) *Social insects: an evolutionary approach to castes and reproduction*. Springer, Berlin, pp 77–121
- MICHENER, C.D. (2000) *The bees of the world*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.
- MICHENER, C.D., BREED, M.D. & BELL, W.J. (1979) Seasonal cycles, nests, and social behavior of some Colombian halictine bees (Hymenoptera; Apoidea). *Revista de Biología Tropical* **27**: 13–34.
- MICHENER, C.D. & BROTHERS, D.J. (1974) Were Workers of Eusocial Hymenoptera Initially Altruistic or Oppressed? *Proceedings of the National Academy of Sciences* **71**: 671–674. National Academy of Sciences.
- MICHENER, C.D., CROSS, E.A., DALY, H.V., RETTENMEYER, C.W. & WILLE, A. (1955) Additional Techniques for Studying the behavior of wild bees. *Insectes Sociaux* **2**: 237–246.

- MICHENER, C.D. & KERFOOT, W.B. (1967) Nests and Social Behavior of Three Species of *Pseudaugochloropsis* (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* **40**: 214–232. Kansas (Central States) Entomological Society.
- MICHENER, C.D. & LANGE, R.B. (1959) Observations on the behavior of Brazilian halictid bees (Hymenoptera, Apoidea) IV, *Augochloropsis*, with notes on extralimital forms. *American Museum novitates* **1924**: 1–41.
- MINCKLEY, R.L., WCISLO, W.T., YANEGA, D. & BUCHMANN, S.L. (1994) Behavior and phenology of a specialist bee (*Dieunomia*) and sunflower (*Helianthus*) pollen availability. *Ecology* **75**: 1406–1419.
- MIYANAGA, R., MAETA, Y. & MIZUTA, G. (1998) Discovery of social nests in a bivoltine, basically solitary halictine bee, *Lasioglossum* (*Lasioglossum*) *mutilum* (Vachal)(Hymenoptera: Halictidae). *Entomological science* **1**: 165–169.
- MIYANAGA, R., MAETA, Y. & SAKAGAMI, S.F. (1999) Geographical variation of sociality and size-linked color patterns in *Lasioglossum* (*Evylaeus*) *apristum* (Vachal) in Japan (Hymenoptera, Halictidae). *Insectes Sociaux* **46**: 224–232.
- PABALAN, N., DAVEY, K.G. & PACKER, L. (2000) Escalation of Aggressive Interactions During Staged Encounters in *Halictus ligatus* Say (Hymenoptera: Halictidae), with a Comparison of Circle Tube Behaviors with Other Halictine Species'. *Journal of Insect Behavior* **13**: 627–650.
- PACKER, L. (1983) The nesting biology and social organisation of *Lasioglossum* (*evylaeus*) *laticeps* (Hymenoptera, Halictidae) in England. *Insectes Sociaux* **30**: 367–375. Springer.
- PACKER, L. (1990) Solitary and eusocial nests in a population of *Augochlorella striata* (Provancher)(Hymenoptera; Halictidae) at the northern edge of its range. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **27**: 339–344. Springer.
- PACKER, L. (1992) The social organisation of *Lasioglossum* (*Dialictus*) *laevissimum* (Smith) in southern Alberta. *Canadian Journal of Zoology* **70**: 1767–1774. NRC Research Press.
- PACKER, L. (2005) The influence of marking upon bee behaviour in circle tube experiments with a methodological comparison among studies. *Insectes sociaux* **52**: 139–146. Springer.
- PACKER, L. (2006) Use of artificial arenas to predict the social organisation of halictine bees: Data for fourteen species from Chile. *Insectes Sociaux* **53**: 307–315.
- PACKER, L. (2010) The Biology of a Subtropical Population of *Halictus ligatus* Say (Hymenoptera; Halictidae): II. Male Behaviour. *Ethology* **72**: 287–298.
- PAMILO, P. (1987) Sex ratios and the evolution of eusociality in the Hymenoptera. *Journal of Genetics* **66**: 111–122.

- PATINY, S., MICHEZ, D. & DANFORTH, B.N. (2008) Phylogenetic relationships and host-plant evolution within the basal clade of Halictidae (Hymenoptera, Apoidea). *Cladistics* **24**: 255–269.
- PAULY, A. (1990) Classification of the African Nomiinae (Hymenoptera Apoidea Halictidae). *Annales - Musee Royal de l' Afrique Centrale. Sciences Zoologiques (Belgium)* **261**: 1–206.
- PESENKO, Y.A. & ASTAFUROVA, Y.V. (2006) Contributions to the halictid fauna of the Eastern Palaearctic Region: subfamily Rophitinae (Hymenoptera: Halictidae). *Entomofauna* **27**: 317–356
- PESENKO, Y.A. & PAULY, A. (2005) Monograph of the bees of the subfamily Nomiodinae (Hymenoptera: Halictidae) of Africa (excluding Madagascar). *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)* **41**: 129–236. Taylor & Francis.
- PESENKO, YU.A. (1999) Phylogeny and Classification of the Family Halictidae Revised (Hymenoptera: Apoidea). *Journal of the Kansas Entomological Society* **72**: 104–123. Kansas (Central States) Entomological Society.
- PLATEAUX-QUÉNU, C. (1959) Un nouveau type de société d'Insectes: *Halictus marginatus* Brullé (Hymenoptera, Apoidea). *Annales Biologiques* **35**: 325–455.
- PLATEAUX-QUÉNU, C. (1962) Biology of *Halictus Marginatus* Brullé. *Journal of Apicultural Research* **1**: 41–51. Taylor & Francis.
- PLATEAUX-QUÉNU, C., PLATEAUX, L. & PACKER, L. (2000) Population-typical behaviours are retained when eusocial and non-eusocial forms of *Evylaeus albipes* (F.) (Hymenoptera, Halictidae) are reared simultaneously in the laboratory. *Insectes Sociaux* **47**: 263–270.
- POTTS, S. & WILLMER, P. (1997) Abiotic and biotic factors influencing nest-site selection by *Halictus rubicundus*, a ground-nesting halictine bee. *Ecological Entomology* **22**: 319–328.
- RACK, G. & EICKWORT, G.C. (1980) Biology and description of a new pygmephorid mite (Acarina: Tarsonemida) associated with the soil-nesting bee *Agapostemon nasutus* (Hymenoptera: Halictidae). *Acarologia* **21**: 267–278. Les Amis d'Acarologia.
- REHAN, S.M., ROTELLA, A., ONUFERKO, T.M. & RICHARDS, M.H. (2013) Colony disturbance and solitary nest initiation by workers in the obligately eusocial sweat bee, *Halictus ligatus*. *Insectes Sociaux* **60**: 389–392.
- RICHARDS, M.H. (1994) Social evolution in the genus *Halictus*: a phylogenetic approach. *Insectes Sociaux* **41**: 315–325.
- RICHARDS, M.H. (2000) Evidence for geographic variation in colony social organization in an obligately social sweat bee, *Lasioglossum malachurum* Kirby (Hymenoptera; Halictidae). *Canadian Journal of Zoology* **78**: 1259–1266.

- RICHARDS, M.H. (2001) Nesting biology and social organization of *Halictus sexcinctus* (Fabricius) in southern Greece. *Canadian Journal of Zoology* **79**: 2210–2220. NRC Research Press.
- RICHARDS, M.H. (2003) Variable worker behaviour in the weakly eusocial sweat bee, *Halictus sexcinctus* Fabricius. *Insectes Sociaux* **50**: 361–364.
- RICHARDS, M.H. & PACKER, L. (1994) Trophic aspects of caste determination in *Halictus ligatus*, a primitively eusocial sweat bee. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **34**: 385–391.
- RICHARDS, M.H. & PACKER, L. (2010) Social Behaviours in Solitary Bees: Interactions Among Individuals in *Xeralictus bicuspidariae* Snelling (Hymenoptera: Halictidae: Rophitinae). *Journal of Hymenoptera Research* **19**: 66–76.
- RICHARDS, M.H., VON WETTBERG, E.J. & RUTGERS, A.C. (2003) A novel social polymorphism in a primitively eusocial bee. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **100**: 7175–7180.
- ROBERTS, R.B. (1973) Bees of Northwestern America: *Agapostemon* (Hymenoptera: Halictidae). *Agricultural Experiment Station, Oregon State University Technical Bulletin*, **125**: 1–23.
- ROZEN JR, J.G. (1993) Nesting biologies and immature stages of the rophitine bees (Halictidae): with notes on the cleptoparasite *Biastes* (Anthophoridae) (Hymenoptera, Apoidea). *American Museum novitates* **3066**: 1–45
- RUST, R.W., CAMBON, G. & VAISSIÈRE, B.E. (2004) Biology of *Nomioides variegatus* (Olivier) (Hymenoptera: Halictidae). In *Annales de la Société entomologique de France* **40**(3-4): 269-276.
- SAKAGAMI, S.F., EBMER, A.W. & TADAUCHI, O. (1998) The Halictine bees of Sri Lanka and the vicinity. III. *Sudila* (Hymenoptera: Halictidae) Part 2. *Esakia* **38**: 55–83.
- SAKAGAMI, S.F. & HAYASHIDA, K. (1968) Bionomics and Sociology of the Summer Matrifilial Phase in the Social Halictine Bee, *Lasioglossum duplex* (With 35 Text-figures and 25 Tables). *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University series Zoology* **16**: 413-513.
- SAKAGAMI, S.F., LAROCA, S. & MOURE, J.S. (1967) Wild Bee Biocoenotics in São Jose dos Pinhais (PR), South Brazil.: Preliminary Report. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University series Zoology* **16**: 253–291.
- SAKAGAMI, S.F. & MUNAKATA, M. (1972) Distribution and Bionomics of a Transpalaeartic Eusocial Halictine Bee, *Lasioglossum* (Evylaeus) *calceatum*, in Northern Japan, with Reference to Its Solitary Life Cycle at High Altitude (With 9 Text-figures and 2 Tables). *Journal of the faculty of science Hokkaido University series Zoology* **18**: 411–439.
- SCHWARZ, M.P., RICHARDS, M.H. & DANFORTH, B.N. (2007) Changing Paradigms in Insect Social Evolution: Insights from Halictine and Allodapine Bees. *Annual Review of Entomology* **52**: 127–150.

- SMITH, A.R., KAPHEIM, K.M., PÉREZ-ORTEGA, B., BRENT, C.S. & WCISLO, W.T. (2013) Juvenile hormone levels reflect social opportunities in the facultatively eusocial sweat bee *Megalopta genalis* (Hymenoptera: Halictidae). *Hormones and Behavior* **63**: 1–4.
- SMITH, A.R., SEID, M.A., JIMÉNEZ, L.C. & WCISLO, W.T. (2010) Socially induced brain development in a facultatively eusocial sweat bee *Megalopta genalis* (Halictidae). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **277**: 2157–2163. The Royal Society.
- SMITH, B.H. & WELLER, C. (1989) Social competition among gynes in halictine bees: The influence of bee size and pheromones on behavior. *Journal of Insect Behavior* **2**: 397–411.
- SOUCY, S.L. (2002) Nesting biology and socially polymorphic behavior of the sweat bee *Halictus rubicundus* (Hymenoptera: Halictidae). *Annals of the Entomological Society of America* **95**: 57–65.
- STOCKHAMMER, K.A. (1966) Nesting Habits and Life Cycle of a Sweat Bee, *Augochlora pura* (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* **39**: 157–192. Kansas (Central States) Entomological Society.
- STOCKHAMMER, K.A. (1967) Some Notes on the Biology of the Blue Sweat Bee, *Lasioglossum coeruleum* (Apoidea: Halictidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* **40**: 177–189. Kansas (Central States) Entomological Society.
- TIERNEY, S.M., GONZALES-OJEDA, T. & WCISLO, W.T. (2008a) Nesting Biology and Social Behavior of *Xenochlora* Bees (Hymenoptera: Halictidae: Augochlorini) from Perú. *Journal of the Kansas Entomological Society* **81**: 61–72. Kansas Entomological Society.
- TIERNEY, S.M., GONZALES-OJEDA, T. & WCISLO, W.T. (2008b) Biology of a nocturnal bee, *Megalopta atra* (Hymenoptera: Halictidae; Augochlorini), from the Panamanian highlands. *Journal of Natural History* **42**: 1841–1847.
- TIMMERMAN, K. & KUHLMANN, M. (2008) The biology of a *Patellapis* (s. str.) species (Hymenoptera: Apoidea: Halictidae): sociality described for the first time in this bee genus. *Apidologie* **39**: 189–197.
- WCISLO, W.T. (1993) Communal Nesting in a North American Pearly-Banded Bee, *Nomia tetrazonata*, with Notes on Nesting Behavior of *Dieunomia heteropoda* (Hymenoptera: Halictidae: Nomiinae). *Annals of the Entomological Society of America* **86**: 813–821. Oxford Academic.
- WCISLO, W.T. (1997) Social interactions and behavioral context in a largely solitary bee, *Lasioglossum* (*Dialictus*) *figueresi* (Hymenoptera, Halictidae). *Insectes Sociaux* **44**: 199–208.
- WCISLO, W.T., ARNESON, L., ROESCH, K., GONZALEZ, V., SMITH, A. & FERNÁNDEZ, H. (2004) The evolution of nocturnal behaviour in sweat bees, *Megalopta genalis* and *M. ecuadoria* (Hymenoptera: Halictidae): an escape from competitors and enemies? *Biological Journal of the Linnean Society* **83**: 377–387. Oxford Academic.

- WCISLO, W.T., GONZALEZ, V.H. & ENGEL, M.S. (2003) Nesting and Social Behavior of a Wood-Dwelling Neotropical Bee, *Augochlora isthmii* (Schwarz), and Notes on a New Species, *A. alexanderi* Engel (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* **76**: 588–602. Kansas (Central States) Entomological Society.
- WCISLO, W.T., WILLE, A. & OROZCO, E. (1993) Nesting biology of tropical solitary and social sweat bees, *Lasioglossum* (*Dialictus*) *figueresi* Wcislo and L. (D.) *aeneiventris* (Friese) (Hymenoptera: Halictidae). *Insectes Sociaux* **40**: 21–40.
- WCISLO, W.T. & ENGEL, M.E. (1997) Social behavior and nest architecture of nomiid bees. *Journal of the Kansas Entomological Society* **69**: 158–167.
- WHEELER, D.E. (1986) Developmental and Physiological Determinants of Caste in Social Hymenoptera: Evolutionary Implications. *The American Naturalist* **128**: 13–34.
- WHITE, M.J.D. (1984) Chromosomal Mechanisms in Animal Reproduction. *Bollettino di zoologia* **51**: 1–23. Taylor & Francis.
- WILLE, A. & OROZCO, E. (1970) The life cycle and behavior of the social bee *Lasioglossum* (*Dialictus*) *umbripennis* (Hymenoptera: Halictidae). *Revista de Biología Tropical* **17**: 199–245.
- WILSON, E.O. (1971) *The insect societies*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- YANEGA, D. (1997) Demography and sociality in halictine bees (Hymenoptera: Halictidae). In *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids* (eds J. C. Choe & B. J. Crespi), pp. 293–315. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- ZAYED, A. & PACKER, L. (2007) The population genetics of a solitary oligolectic sweat bee, *Lasioglossum* (*Sphecodogastra*) *oenotherae* (Hymenoptera: Halictidae). *Heredity* **99**: 397–405.
- ZILLIKENS, A., STEINER, J. & MIHALKÓ, Z. (2001) Nests of *Augochlora* (A.) *esox* in Bromeliads, a Previously Unknown Site for Sweat Bees (Hymenoptera: Halictidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **36**: 137–142.